M. C. Z. - Herpetology

12,813

UEBER DIE EIFURCHUNG

BEI DEN

TRITONEN.

ACADEMISCHE ABHANDLUNG

VON

HJALMAR GRÖNROOS.

HELSINGFORS,
HELSINGFORS CENTRAL-DRUCKEREI, 1890.

Ernst Mayr Library
Museum of Comparative Zoology
Harvard University

UEBER DIE EIFURCHUNG

BEI DEN

TRITONEN.

ACADEMISCHE ABHANDLUNG

VON

HJALMAR GRÖNROOS.

Wird mit Genehmigung der Philosophischen Facultät der Kaiserl. Alexander-Universität zu Helsingfors am 29:sten Mai 1890, 10 Uhr Vorm., im hist.-phil. Auditorium öffentlich vertheidigt.

HELSINGFORS,

HELSINGFORS CENTRAL-DRUCKEREI, 1890.

1891,
Museum of Comp. Zoöl.

Einleitung

Im letzten Frühjahre (1889), während ich in Tübingen mit der Zucht von *Triton cristatus,* Laur., beschäftigt war, wollte ich unter Anderem zu Demonstrationszwecken eine Reihe von Furchungsstadien zusammenstellen. Es fiel mir dabei auf, dass die Eier sehr oft Abweichungen von dem üblichen, in den Lehrbüchern wiedergegebenen Furchungsschema der Amphibieneier zeigten. Am auffallendsten war mir die Art des Auftretens der dritten Furche, welche oft, anstatt den beschriebenen horizontalen (aequatorialen) Verlauf zu nehmen, sich mehr oder weniger der meridionalen Richtung näherte, und so an das Verhalten dieser Furche an meroblastischen Eiern erinnerte. Ein fernerer Anklang an das Verhalten der letzteren schien durch die Beobachtung angedeutet zu werden, dass bei den Tritoneiern die Embryonalanlage eine ventralwärts concave Krümmung besitzt, so dass der dorsale Theil (Medullarfurche & — Wülste), wie die Keimscheibe der meroblastischen Eier, den unteren Theil des Eies umgreift,

während sich bei den holoblastischen Typen (Amphioxus, Anuren) sehr frühzeitig eine dorsalwärts concave Krümmung entwickelt. Diese Umstände veranlassten mich den Furchungsvorgang etwas genauer zu verfolgen, um vielleicht feststellen zu können, ob und inwiefern sich wirklich an demselben Andeutungen eines meroblastischen Furchungsmodus vorfinden liessen, und nachzusehen, in welchem Maasse die reichhaltige, die Furchung der Amphibieneier behandelnde Litteratur den Vorgang bei den Urodelen, und speciell bei Triton cristatus berücksichtigt hatte. Denn die Eier dieser Art zeigten, wie ich bald bemerkte, die betreffende Abweichung häufiger und in höherem Maasse als diejenigen der kleineren Arten.

Um der Frage näher zu kommen und um zunächst eine Anschauung des Verlaufs des fortschreitenden Furchungsprocesses zu gewinnen, habe ich denselben erstens an lebendigen Eiern von Anfang an verfolgt, welche so befestigt waren, dass die Beziehungen der sich folgenden Furchen mit Bestimmtheit festgestellt werden konnten. Sodann war es nöthig eine grössere Anzahl gut fixirter und gehärteter Eier herzustellen, welche nicht nur eine sorgfältigere Berücksichtigung der äusseren Form erlauben, sondern es auch ermöglichen an Schnittserien zu prüfen, ob nicht etwa in der Lage der äusseren Furchen zufällige Abweichungen bestehen könnten, denen keine entsprechenden Abweichungen in der Stellung der Kerntheilungsfiguren zu Grunde lägen.

Bei der Beobachtung der lebendigen Eier lag es nahe, auch die in neuerer Zeit besprochene Frage der Lagebeziehung der ersten Furchungsebene zur Medianebene des

Embryo mit in Betracht zu ziehen. Als ich an diesen Theil meiner Untersuchung gelangte, war jedoch die Laichzeit des grünen Frosches ihrem Ende schon so nahe, dass ich mit Eiern dieser Art nur noch zwei (unvollständige) Versuche anstellen konnte. Und da meine Resultate sowohl an diesen, wie an den Tritoneiern, mit denjenigen von Roux *) wenig Uebereinstimmung zeigten, musste ich mich entschliessen, vor Veröffentlichung derselben etwas mehr Material zu sammeln.

Es war mir natürlich wünschenswerth die Untersuchung an Eiern möglichst vieler Species von Urodelen vorzunehmen. Indessen ist es mir nicht gelungen von Salamandra maculosa ein einziges Furchungsstadium zu erwischen, obwohl ich in der Zeit von Anfang Juni bis gegen Ende Juli, also gerade in der Zeit, wo man hätte erwarten können dieselben anzutreffen, etwa zweihundert Thiere dieser Art untersuchte. Auch vom Axolotl ist es mir nicht gelungen Eier zu bekommen, und so war ich genöthigt mich auf die vier in der Umgebung von Tübingen vorkommenden Tritonarten, *cristatus*, Laur., *alpestris*, Laur., *taeniatus*, Schneid., *helveticus*, Razoumowski, zu beschränken, welche ich in theilweise (cristatus, helveticus) reichlicher Menge untersucht habe.

---

*) W. Roux. Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipz. 1883.

W. Roux. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo, N:o 3. Breslau 1885.

W. Roux. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo, N:o 4. Bonn 1887.

Im Folgenden werde ich in einer ersten Abtheilung eine kurze Uebersicht über die auf die Frage bezügliche Litteratur geben, und in einer zweiten über meine Beobachtungen und zugleich über die dabei benützten Methoden berichten, um dann in einer dritten meine Resultate mit den in der früheren Litteratur vertretenen Anschauungen zusammenzustellen.

Bevor ich an die Darstellung gehe, möchte ich die Gelegenheit benützen eine mir sehr liebe Pflicht zu erfüllen, indem ich mir gestatte an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, *Herrn Prof. Aug. Froriep* in Tübingen, meinen tief empfundenen Dank auszusprechen für die ausserordentliche Liebenswürdigkeit, womit er mir nicht nur Platz und Material für meine Arbeiten, sondern vor Allem guten Rath und sonstige Hülfe zur Verfügung stellte, ohne dabei auf eigene Mühe oder Zeitverlust zu achten.

I.

Geschichtliche Uebersicht.

Während die Furchung des Anureneies eine umfangreiche Litteratur hervorgerufen hat, ist das Urodelenei in dieser Hinsicht merkwürdigerweise recht stiefmütterlich behandelt worden, wenigstens soweit es sich um die Berücksichtigung der äusseren Erscheinungen handelt. Es wird deshalb zweckmässig und nöthig sein, hier auch jene Litteratur, welche das Froschei behandelt, theilweise mit in Betracht zu ziehen. Eine ausführliche Uebersicht zu geben ist hier jedoch nicht der Ort; eine solche ist übrigens in dem Werke von Goette über die „Entwickelungsgeschichte der Unke" enthalten, und ich werde mich daher nur auf die Hauptsachen und die für die vorliegende Aufgabe verwendbaren Punkte beschränken.

So auffallend der Furchungsvorgang z. B. am Froschei vorkommen mag, und obwohl man schon im siebzehnten Jahrhundert den Anfang dieses Vorganges beobachtet hatte, ist die Kenntniss der ferneren Phasen dessel-

ben doch keine alte. *Goette*[1]) giebt an, Spallanzani sei unzweifelhaft der erste gewesen, welcher die Furchung des Froscheies beobachtet hat. In dem betreffenden Werke von *Spallanzani*[2]) habe ich jedoch keine mit Bestimmtheit darauf bezügliche Angabe gefunden. Er sagt[3]): „Man sieht nämlich sogleich dass das Ei länglich, dessen weisse Hülse ein wenig dunkel, und die schwarze durch einen länglichen Eindruck einigermaassen vertieft wird, der sich mit zwei nach der Länge des Eies, in geraden Linien fortlaufenden Erhöhungen endigt. Sobald man die Entwickelung dieser Eier mit forschendem Auge verfolgt, so nimmt man gar bald wahr, dass es nicht Eier . . . ., sondern wahre Larven sind; die kleine Vertiefung und die obgedachten Erhöhungen geben dem vermeintlichen Eie nun eine zugespitzte Gestalt"; . . . „sehr bald sieht man nun, dass der zugespitzte Theil der Schwanz und das übrige der Körper von der Larve ist". Es scheint mir nach dieser Beschreibung, als hätte Spallanzani die Rückenfurche, nicht aber die erste Furche beobachtet, besonders da beim Auftreten der Furche das Ei schon eine längliche Gestalt angenommen hatte.

Dagegen hat — wie *Leydig*[4]) 1848 in der „Isis" erwähnt — schon *Swammerdamm*[5]) die erste Furche gese-

---

[1]) *Goette.* Entwickelungsgeschichte der Unke. 1875. S. 38.

[2]) *Spallanzani.* Versuche über die Erzeugung von Pflanzen und Thieren. Aus dem Französischen von Michaelis 1786.

[3]) l. c. pag. 15.

[4]) *Franz Leydig.* Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in der Thierwelt und nach ihrer Bedeutung. »Isis» 1848.

[5]) *Joannis Swammerdammii.* Biblia naturæ. Leyden MDCCXXXVIII.

hen und abgebildet. Tome II, S. 813 sagt er: „Porro observabam, Ranunculum universum, notabili admodum sulco sive plicatura, in duas veluti partes dividi.“ Er hatte jedoch — der damals herrschenden Evolutionstheorie gemäss — eine merkwürdige Vorstellung über die Bedeutung dieser Furche. Hierüber sagt er: „ . . . plurimum mihi dein adferebat lucis“ (sc. observatio sulci) „ad certius existimandum de subita illa corpusculi Ranunculorum expansione et elongatione, quae die quarto, cum Embryo sese explicat, evenire cernitur. Crediderim hinc, quod altera illa explicati Ranunculi pars in Caput et Thoracem accrescat; altera vero in Abdomen atque Caudam, quae pedetentim magis augetur“. Dass Swammerdamm die erste Furche gemeint hat, zeigen deutlich seine Abbildungen [1]). Die folgenden Furchen hat er, ebenso wie — nach Leydigs Angabe — Rösel von Rosenhof, übersehen.

Erst im Anfang dieses Jahrhunderts wurde von *Prévost* und *Dumas* der Furchungsvorgang genauer verfolgt, während Swammerdamm's Beobachtung inzwischen in Vergessenheit gerathen zu sein scheint. *Prévost* und *Dumas* [2]) scheinen indessen nur die äusseren Furchungserscheinungen beachtet zu haben. Sie beschreiben den am dunkeln Pole des Eies („au centre de l'hémisphère brun“) befindlichen hellen Fleck mit einem dunkeln Punkte in seiner Mitte. Dieser Punkt wäre ein kleines Loch, welches die Pigmentschicht an den Tag treten liesse. Nach der Be-

---

[1]) l. c. Tab. XLVIII, Fig. V—XI.

[2]) *Prévost et Dumas.* Deuxième Mémoire sur la Génération. Annales des Sciences natur. Tome II, Paris 1824

schreibung von Prévost und Dumas geht die erste Furche von der „cicatricula“ (dem hellen Flecke) oder einem in deren Nähe befindlichen Punkte aus. Dann tritt eine beträchtliche Anzahl kleiner Falten auf, die aus der Furche ihren Anfang nehmen und gegen deren Richtung etwa senkrecht sind. „A peine cette forme s'est-elle bien déterminée, qu'on voit les rides s'effacer pour la plupart, excepté toutefois deux d'entre elles, situées à peu près vers le milieu du premier sillon, et par conséquent sur la cicatricule ou dans son voisinage. Celles-ci, dans un espace de temps trés-court, deviennent plus profondes, plus marquées, se dirigent vers l'hémisphère jaune, qu'elle ne tardent pas à atteindre.“ [1]) Darauf tritt die dritte Furche in horizontaler Richtung („comme une espèce d'équateur“) auf. Dann folgt ein viertes System von Furchen, parallel der ersten, ein fünftes, parallel der zweiten Furche. Dann zahlreiche Linien, welche theils der ersten, theils der zweiten Furche parallel sind; endlich auch solche, die radiär verlaufen, u. s. w.

Paar Jahre später wird von *Rusconi* [2]) eine Darstellung der Furchung des Froscheies gegeben. Er betont, dass beim Furchungsprocess die ganze Masse des Eies in eine der Zahl der Furchen entsprechende Anzahl von Theilen zerfällt, und beschreibt, der Evolutionstheorie gegenüber, das allmähliche Entstehen der verschiedenen Organsysteme des jungen Frosches. Die Beschreibung des

---

[1]) l. c. p. 111.

[2]) *D. M. Rusconi.* Développement de la grenouille commune. Milan 1826.

Auftretens der Furchen, besonders der drei ersten Systeme, stimmt mit derjenigen von Prévost und Dumas im Wesentlichen überein; den späteren Furchen wird jedoch nicht jene von Prévost und Dumas angegebene regelmässige Anordnung in abwechselnd der ersten und der zweiten Furche parallelen Systemen zugeschrieben.

Auch v. *Baer*[1]) verdanken wir eine ausführliche Beschreibung der Furchung des Froscheies. Wie Prévost und Dumas, erwähnt er zunächst eine am dunkeln Pole des Eies, im „schwarzen Ueberzuge" befindliche Lücke (den „Keimpunkt" oder das „Keimloch"), die „durch einen Kanal in eine etwas tiefer liegende Höhlung" führt, „welche wahrscheinlich von dem verschwundenen Keimbläschen hinterlassen ist." Gegen Prévost und Dumas bemerkt *v. Baer* dass die von diesen beschriebene „Eintheilung der Kugelfläche in quadratische Felder" nicht zutrifft. Selbst theilt er den Process in zehn Momente ein. „Die erste Umbildung" wird durch das Auftreten der ersten Meridianfurche, die zweite durch die zweite Meridianfurche, die dritte durch eine aequatoriale Furche gekennzeichnet. Ueber die dritte Furche, „deren Ebene senkrecht auf der Achse des Eies steht", aber dem dunkeln Pole des Eies näher liegt, sagt v. Baer[2]): „Die Aequatorialfurche verlängert sich nicht etwa von einem Punkte nach beiden Seiten bis zum gegenüberliegenden, sondern fast in allen Meridianen zugleich und nach beiden Seiten, so dass ihre ein-

---

[1]) *K. E. v. Baer.* Die Metamorphose des Eies der Batrachier. Müllers Archiv. 1834.

[2]) l. c. p. 489.

zelnen Schenkel auf allen vier Kugelvierteln Vereinigungspunkte haben; dennoch ist ein bestimmter Unterschied darin, dass sie aus den beiden Hälften der ersten Meridianfurche stets früher, und etwas später an der zweiten Meridianfurche sich zeigt." Das Wesen der Furchung erblickt von Baer in der immer fortschreitenden Zweitheilung der vorhandenen Massentheile, und stellt für diese Theilung ein allgemeines Gesetz auf, welches er folgendermaassen ausdrückt[1]): „Eine allgemeine Regel der Theilungen ist, dass wenn an einer isolirten Dottermasse eine Seite entschieden länger ist als die anderen, diese von der neuen Theilung getroffen wird. Dieselbe Regel beherrscht auch selbst die Abweichungen", welche infolge verschiedener Achsendimensionen vorkommen können. Ferner hebt v. Baer hervor und sucht zu beweisen dass die Theilung als oberflächliche Furche, theilweise auch vom inneren Kanal, anfängt und in's Innere des Eies fortschreitet.

Die erwähnte Regel, die noch heutzutage wohl allgemein als geltend anerkannt wird[2]), scheint v. Baer nur auf Schätzung gestützt zu haben; wenigstens giebt er für die Aufstellung derselben keinerlei Belege oder Erklärung. Während v. Baer nun einerseits in dem Furchungsvorgang eine bestimmten Gesetzen folgende Erscheinung erkennen lehrte, war er dagegen in seiner Auffassung der Bedeutung jenes Vorganges weniger glücklich. Er sah nämlich den Zweck desselben darin, dass jedes Theilchen der Eimasse der Einwirkung des befruchtenden Mediums ausgesetzt werden sollte. Diese Deutung ist um so auffallen-

[1]) l. c. p. 499.

[2]) Vgl. z. B. Hertwigs Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte.

der, als v. Baer auf derselben Seite (502) sagt: —" so darf man wohl nicht zweifeln, dass die Theilungen die unmittelbarste Wirkung vom Einflusse des zeugenden Stoffes sind." Ebenso auffallend ist das, was v. Baer über den zeugenden Stoff ausspricht (pag. 503): „Offenbar scheint es dass nicht die Samenthiere das Wirksame im Sperma seyn können, sondern seine flüssigen oder noch feineren Bestandtheile, denn einen Weg, auf dem die Samenthiere zur Dottersubstanz gelangen könnten, habe ich durchaus nicht zu finden vermogt." Diese Bemerkung zeigt, dass v. Baer die von Spallanzani und von Prévost & Dumas [1]) angestellten Versuche übersehen hat.

v. Baer's auffallander Verwechselung von Ursache und Wirkung tritt *Rusconi* [2]) mit grosser Entschiedenheit entgegen. Während bis jetzt nur die Furchung des Froscheies [3]) beschrieben worden war, giebt *Rusconi* in seinem zweiten Briefe an Hrn Prof. E. H. Weber eine Darstellung des Vorganges am Eie *von Salamandra platycauda,* Daub. (Triton cristatus, Laur). Zunächst hebt er im Gegensatze zu v. Baer hervor, dass man beim Durchschneiden von Eiern, die vor oder kurz nach der Befruchtung gehärtet werden, keine Spur eines Kanals oder einer Höhle, wie v. Baer sie erwähnt, findet, was auch für das Froschei gilt. Bezüglich des Auftretens der einzelnen Furchen am Tritonei

---

[1]) l. c. p. 129—149.

[2]) D. M. Rusconi. Erwiederung auf einige kritische Bemerkungen des Herrn von Baer. (Zwei Briefe an Hrn Prof. E. H. Weber). Müllers Archiv. 1836.

[3]) Prèvost und Dumas, wie auch Rusconi, hatten den grünen (Rana esculenta), v. Baer den braunen Frosch (R. temporaria) benützt.

sagt *Rusconi* [1]), dass die zwei ersten Furchen sich zunächst im rechten Winkel schneiden; „dann spalten sich die beiden ersten Furchen und zugleich erscheint eine Querfurche, welche rechtwinklig auf die beiden ersten steht", und „dem obern Pole näher liegt als dem untern." Die Furchen des vierten Systems entspringen, nicht aus dem Pole selbst, sondern in dessen Nähe." Das durch v. Baer ausgesprochene Princip der fortschreitenden Zweitheilung wird von *Rusconi* geleugnet, weil er in gewissen Stadien an der unteren Halbkugel eine geringere Anzahl von „Massen" trifft als an der oberen. In einem ferneren Stadium (5:tes System?) findet er an der oberen Hemisphäre „5 Massen so geordnet, dass sie an eine fünfblättrige Blumenkrone erinnern; diese Bildung, welche beim Salamander constant ist, kömmt beim gemeinen Frosch nicht vor." Diese Bildung verschwindet wieder, und an deren Stelle entsteht an der Oberfläche ein Eindruck und in diesem „eine quere Oeffnung welche mit der darunter gelegenen Höhle [2]) in Verbindung steht. Diese Oeffnung, welche einigermasen die gestalt des Buchstaben M hat, schliesst sich bald, und die Oberfläche des Dotters wird nach und nach glatt. Der Eindruck und die quere Oeffnung sind eigenthümliche Bildungen des Salamandereies." Im Wesentlichen stimmt die Beschreibung mit der für das Froschei gegebenen überein.

In dem ersten der citirten Briefe an Hrn Weber, behauptet *Rusconi*, dass der Furchungsprocess nur an

---

[1]) l. c. 216=218.

[2]) Diese Höhle (die Furchungshöhle) wird S. 217 beschrieben.

Amphibieneiern stattfindet; namentlich an Fischeiern, die er bezüglich dieser Frage untersucht hatte, wäre nichts derartiges zu sehen. Indessen entdeckt er selbst noch in demselben Jahre die Furchung gerade an Fischeiern [1]).

Es wurde nun der Vorgang allmählich an Eiern der verschiedensten Thierspecies beobachtet, während mit dem Auftreten der Zellenlehre für die Auffassung der Furchung eine neue Richtung angebahnt wurde. Es würde viel zu weit führen, auf den Streit näher einzugehen ob das Ei eine Zelle sei oder nicht, eine Frage, welche die Forscher lange Zeit beschäftigte. Es genügt hervorzuheben dass die Ansicht derjenigen Forscher jetzt allgemeine Anerkennung gefunden haben dürfte, welche das Ei für eine lebendige, weniger oder mehr umgebildete Zelle, den Furchungsprocess also für einen Zelltheilungsprocess erklärten, der allerdings erst durch eigenthümliche Vorgänge, die sogenannten Reifeerscheinungen des Eies und die Copulation eines Theils seines Kernes mit einem Theil des Kerns einer männlichen Zelle, eingeleitet wird, und dessen äusserlich sichtbaren Ausdruck die Furchen bilden. Damit hat indessen der Furchungsprocess keineswegs aufgehört die Forscher zu beschäftigen. Die Untersuchungen haben in letzterer Zeit aber grösstentheils ihren Character verändert, indem die Aufmerksamkeit meistens von den äusseren Erscheinungen, die als weniger wesentlich betrachtet wurden, abgelenkt und vorzugsweise auf die im Inneren des Eies während des Theilungsprocesses stattfindenden

---

[1]) *M. Rusconi.* Ueber die Metamorphose des Eies der Fische. (Brief an Hrn E. H. Weber). Müll. Archiv 1836.

Vorgänge gerichtet waren. Vor Allem waren mehrere Forscher bestrebt, die eigenthümlichen Kerntheilungserscheinungen und die gleichzeitig im umgebenden Protoplasma auftretenden Erscheinungen — strahlige Anordnung des Plasma — im einzelnen genau zu verfolgen, sowie die die Uebereinstimmung der Kerntheilung im Eie und in anderen Zellen darzuthun.

Erst durch die Zellenlehre und die Untersuchungen über die Natur des Eies und über die inneren Theilungsvorgänge wurde das oben erwähnte, durch v. Baer ausgesprochene Gesetz der Theilungen in ein neues Licht gestellt. Die Erfahrung dass der Kern bestrebt ist, die Protoplasmamassen womöglich gleichmässig um sich zu gruppiren, bzw. selbst im Protoplasmaleib eine centrale Stellung einzunehmen, macht es verständlich, weshalb sich bei der Theilung die Kernspindel in die Richtung der längsten Achse einstellt. Da nun die Kernspindel sich der Quere nach theilt, und die Theilungsebene der Eizelle mit derjenigen der Kernspindel zusammenfällt, so wird natürlich die längste Achse von der Theilung betroffen werden müssen. Ueber die Kräfte, bzw. die Eigenschaften des Kerns und des Protoplasma, welche die oben erwähnte Gruppirung bedingen, ist uns zur Zeit allerdings ebenso wenig bekannt, wie über das Wesen anderer Attraktionserscheinungen und anderer Kräfte überhaupt. *Goette,* der ausserdem die Zellennatur des Eies leugnet, versucht die Stellung des sogenannten Lebenskeimes (d. h. des Kernes), sowie den ganzen Theilungsprocess von osmotischen Vorgängen abzuleiten [1]) eine Erklärung, die indessen mehr origi-

[1]) l. c. pag. 97—98.

nell, als glücklich getroffen, gewesen sein dürfte. Auf diesem Wege kommt Goette indessen zu demselben Gesetz für die Theilungen, welches schon v. Baer ausgesprochen hat. Auch sucht Goette durch jene Vorgänge zu erklären, weshalb die meroblastischen Eier „anfangs nur mehr senkrechte Spalten und eine horizontale Schicht nach unten unvollständig abgesonderter Dotterstücke enthalten[1]).“

Unter zahlreichen neueren Arbeiten, welche die Furchung von Anureneiern behandeln, mögen hier nur noch zwei erwähnt werden.

M. Schultze[2]) giebt einige schöne Abbildungen von Froscheiern in Furchungsstadien. Man sieht auch an diesen (Tab. II. Fig. 9) die von Rusconi erwähnte Verschiebung der beiden ersten Furchen, über welche ausserdem bemerkt wird, dass sie unabhängig von dem hellen Flecke *(„fovea germinativa“)* beginnen, und nicht durch denselben, sondern neben ihm her verlaufen.

Dieses Verhältniss wurde etwas später von *Goette* näher begründet. *Goette* fasst den hellen Fleck als diejenige Stelle auf, wo ein Theil (der flüssige) des Keimbläschens aus dem Eie ausgetreten ist, und wo infolge dessen die Pigmentschicht aufgelöst ist[3]). Wenn nun später der von ihm sogen. Dotterkern sich zum Befruchtungsakte der Oberfläche nähert, folgt er nicht immer demselben Wege, wie die ausgetretenen Partieen; so wird die

---

[1]) l. c. pag. 109.

[2]) *M. Schultze.* Observationes nonnullae de ovorum ranarum segmentatione 1863.

[3]) l. c. pag. 25.

Eiachse von der früheren Richtung abgelenkt, und die Furchen gehen infolge dessen am hellen Fleck vorbei [1]). Im Gegensatze zu *Rusconi* und *v. Baer,* welche die Theilung an der Oberfläche beginnen und dann in's Innere des Eies fortschreiten liessen, beschreibt *Goette,* wie zuerst der „Lebenskeim" sich theilt und dann zwischen den beiden „secundären Lebenskeimen" die Dotterplättchen auseinanderweichen, eine Partie heller, körnchenfreier Substanz zurücklassend, in deren Mitte die Spaltung durch eine feine dunkle Linie angedeutet wird. Sobald sich diese Spaltung bis in die Nähe der Oberfläche ausgedehnt hat, sinkt diese ein und eine Furche entsteht. „Stets erreicht die Sonderung die Oberfläche und bildet sich die Furche zuerst an der Stelle, welche den zwei Lebenskeimen am nächsten lag" [2]). Nachdem Goette über die einzelnen Phasen der Furchung (zuerst zwei meridionale, dann eine horizontale Furche) kurz berichtet hat, sagt er: „Ueber die Reihenfolge und die Richtungen der fortlaufenden Theilungen brauche ich mich nicht auszulassen, und vill zu dem Bekannten nur eine kurze Bemerkung hinzufügen. Wenn man die Thatsache im Auge behält, dass die Theilungen nicht Akte der Dotterkugel als Ganzes betrachtet, sondern der Ausdruck für die fortlaufende Verkleinerung der einzelnen Theilstücke sind, so wird man auf die Regelmässigkeit und den Zusammenhang der in einen Akt zusammenfallenden Spaltungen überhaupt kein grosses Gewicht legen [3])."

---

[1]) l. c. pag. 56.

[2]) l. c. pag. 58.

[3]) pag. 58—59.

Goette's Auffassung über die Bedeutung des hellen Fleckes am animalen Pole des Eies wird durch *van Bambeke* bestätigt. Er sagt hierüber [1]): „L'oeuf des Batraciens, mûr pour la fécondation, présente une disposition (la figure claviforme), déjà signalée par v. Baer, plus ou moins prononcée d'après les espèces, qui indique la voie, suivie par certaines parties de la vésicule germinative lors de leur expulsion de l'oeuf. La dilatation inférieure de la figure claviforme correspond à l'endroit occupé par la vésicule au moment de sa disparition; et son aboutissant au pôle supérieur est le „Keimpunkt" de v. Baer, la „fovea germinativa" de M. Schultze."

Scott und *Osborn* [2]), welche mit Eiern von Triton *taeniatus* arbeiteten, erklären es sei ihnen nicht gelungen eine vollständige Reihe von Furchungsstadien zu bekommen, aber „from those, which we have observed, there can be little doubt, that it proceeds very much in the same manner as in the Frog." Ein Unterschied wird durch den Umstand bedingt, dass im Tritonei mehr Nahrungsmaterial, als im Froschei, vorhanden ist, infolge dessen die dritte oder Aequatorialfurche dem oberen Pole viel näher als dem unteren verläuft. Ein fernerer Unterschied läge darin dass beim Tritonei das Dach der Keimhöhle aus nur

---

[1]) *Ch. von Bambeke:* Recherches sur l'embryologie des Batraciens. Bull. de l'Académie royale de Belgique. 2:me série. Tome XLI. 1876. pag. 116—117.

[2]) *Scott and Osborn.* On some points in the early development of the common Newt. Quarterly journal of micr. science. Vol. XIX 1879.

einer Zellschicht bestände, während dasselbe beim Froschei mehrschichtig wäre.

Auf dieselbe Weise lässt auch *v. Bambeke*[1]), welcher die inneren Theilungsvorgänge der Eier vom *Axolotl,* von *Trit. alpestris, taeniatus* und *helveticus* untersuchte, die ersten Furchen verlaufen. Zwar findet er, während die Furchen eben im Entstehen begriffen sind, verschiedene Unregelmässigkeiten, unter anderen dass die dritte Theilungsebene zunächst nicht rechtwinlig auf den beiden ersten steht, sondern mit der Eiachse einen allerdings in geringem Grade schrägen Winkel bildet. Dennoch verläuft die dritte Furche horizontal, und er sagt selbst[2]): „D'après Goette, les plans de division, dans les trois premiers stades, sont toujours perpendiculaires entre eux[3]). Sans doute cela est vrai d'une facon générale, notamment pour les sphères au repos et après division complète." Im Allgemeinen berührt v. Bambeke sehr wenig den Verlauf der Furchen und die äusseren Furchungserscheinungen überhaupt. Speciell betont er den Umstand dass im Urodelenei der erste Furchungskern dem oberen Pole viel näher liegt, als im Ei der Anuren; er giebt für die relative Lage sogar Maasse an. Bezüglich der Ablenkung der Eiachse und somit bezüglich des Verlaufs der beiden ersten Fur-

---

[1]) *Ch. van Bambeke.* Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Archives de Biologie 1880.

[2]) l. c. pag. 366.

[3]) Entw. der Unke. pag. 59. „In den drei ersten Akten verlaufen die Theilungen allerdings in drei senkrecht auf einander stehenden Ebenen."

chen ausserhalb des hellen Fleckes bestätigt *v. Bambeke* die Angaben von *Goette*. Ebenfalls beschreibt er auf eine im Wesentlichen mit *Goette* übereinstimmende Weise, wie bei der Theilung die Spaltung zuerst im Inneren des Eies als eine dunkle Linie in der hellen Partie („lame de fractionnement") zwischen den beiden auseinandergewichenen Kernen auftritt. Im Gegensatze zu *Scott* und *Osborn* weist *van Bambeke* nach, dass am Ei der Urodelen, ebenso wie am Froschei das Dach der Furchungshöhle in früheren Stadien zwar einschichtig, in späteren dagegen mehrschichtig ist, eine Angabe, welche seitens *O. Hertwig* Bestätigung gefunden hat. [1])

Etwa gleichzeitig mit v. Bambeke's Untersuchung wurde von *Gasco* die Furchung des Eies von *Trit. alpestris* beschrieben. [2]) Die erste Furche, welche etwa 5—8 Stunden nach der Eiablage auftritt, steht, wenn das Ei oval ist, in der Richtung der kürzeren Achse. Die beiden ersten Furchen, die einander anfangs rechtwinklig schneiden, sind nach ihrer Vollendung gebrochen, indem nicht mehr alle vier Quadranten in einem Punkte zusammenstossen, sondern zwei einander gegenüber liegende eine Berührungslinie entwickelt haben, während die beiden übrigen auseinander gedrängt sind. Dasselbe findet am weissen Pole statt, „doch steht interessanterweise die daraus hervorgehende Brechungslinie senkrecht zur oberen

---

[1]) *O. Hertwig.* Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschrift 1882 pag. 292.

[2]) *Fr. Gasco.* Intorno alla storia della sviluppo del Tritone alpestre. Genova 1880. (Referat im zool. Jahresbericht 1880).

Brechungslinie." Dann tritt an jedem Segment eine quere Furche auf. Diese Querfurchen stellen zusammen die „sogenannte erste Aequatorialfurche" dar. Dann theilen sich die vier oberen Furchungsabschnitte („Blastomeren") durch je eine Längsfurche. Die acht oberen Zellen nehmen gegenseitig verschiedene Stellungen ein; gelegentlich wird durch centrale Lage eines Blastomers eine Rosette gebildet. Dann theilen sich die vier unteren Abschnitte durch Längsfurchen, manchmal schon vorher die acht Blastomeren durch Querfurchen u. s. w.

Fassen wir das für unser Ziel Wesentliche der hier erwähnten Darstellungen kurz zusammen, so finden wir dass Alle darin übereinstimmen, die Furchung des Tritoneies als mit der des Froscheies gleichwerth zu betrachten. Wie an anderen holoblastischen Eiern nehmen auch hier die drei ersten Furchensysteme den für die totale Furchung characteristischen Verlauf: zwei meridionale, dann ein horizontales System. Als Unterschied wurde jedoch hervorgehoben, dass im Tritonei mehr Nahrungsmaterial vorhanden ist, als im Froschei, und dass deshalb an jenem die dritte (horizontale) Furche dem animalen Pole des Eies verhältnissmässig näher liegt als an diesem. Eine wesentliche Ausnahme von dem genannten Verlauf wird

nirgends beschrieben. Zwar ist es wohl kaum anzunehmen, dass solche Ausnahmen nie beobachtet worden sind, wahrscheinlich wurden sie aber nur als Unregelmässigkeiten ohne irgend eine Bedeutung aufgefasst.

II.

Beobachtungen.

A. Technische Notizen.

Die als lebendig beobachteten Eier wurden theils mittelst des Embryographen (nach His), theils aus freier Hand unter Loupenbeobachtung gezeichnet. In beiden Fällen sassen sie noch in ihrer natürlichen Lage an kleinen Blattstückchen, welche durch Nadeln am Boden des benützten Gefässes befestigt waren. Im Allgemeinen ergiebt die Anwendung des Embryographen bei lebendigen Eiern wenig Vortheil, weil die Zeichnung durch die Gallerthülle und die an derselben entstehenden Luftblasen erschwert und unsicher wird. Die zuverlässigsten Resultate lassen sich natürlich an gehärteten und von ihren Gallerthüllen befreiten Eiern gewinnen. Für die richtige Auffassung der Befunde an diesen ist aber der Vergleich mit den an lebendigen Eiern angestellten Beobachtungen unentbehrlich.

Als Fixationsmittel benützte ich anfangs Sublimat in concentrirter wässeriger Lösung. Dieses Reagens dürfte in der That für die frühen Furchungsstadien, solange die Furchungshöhle nur eine geringe Ausdehnung besitzt, das geeignetste Fixationsmittel sein, weil es der späteren Färbung am wenigsten hinderlich ist. Da ich aber bemerkte dass die späteren Theilungsstadien (Blastula) und die Gastrulastadien im Sublimat zusammenschrumpften, suchte ich nach einem Mittel, diesen Uebelstand zu beseitigen. In dieser Absicht habe ich folgende Flüssigkeiten versucht:

1. Picrinschwefelsäure (nach Kleinenberg).
2. Chrompicrinschwefelsäure (vorige & $\frac{2}{10}$ % ige Chromsäure, zu gleichen Theilen.)
3. Chromosmiumessigsäure (schwächere Lösung, n. Fleming.)
4. Osmiumsäure (1 %).
5. Chromessigsäure [n. Fol (O. Hertwig)].
6. Platinchlorid (wässerige Lösung $\frac{1}{800}$ bis $\frac{1}{400}$).
7. Platinchlorid-Chromessigsäure (nach Brass).
8. Lang'sche Flüssigkeit (Subl., Essigs., Kochsalz; n. Fol).
9. Chromessigsäure (2 Ccm Eisessig, 100 Ccm $\frac{1}{2}$ % ige Chromsäure, nach Prof. Froriep).
10. Chromessigsäure-Sublimat (vorige Lösung und concentrirte wässerige Sublimatlösung zu gleichen Theilen).

Einige dieser Flüssigkeiten (1—3, 5—7) wurden sowohl kalt, wie erwärmt, die übrigen nur kalt versucht. Die unter N:ris 1—5, 7 u. 8 angeführten gaben dasselbe

Resultat wie das Sublimat; die angeführten Stadien schrumpften ein.

Bei der Anwendung des Platinchlorids zeigte sich eine eigenthümliche Erscheinung, indem während der ersten Augenblicke, nachdem die in Theilung begriffenen Eier in die Flüssigkeit geworfen waren, die Furchung rasch weiter schritt, eine Beobachtung welche gleichzeitig von Herrn Prof. Froriep gemacht wurde.

Doch dringt das Platinchlorid rasch durch die Gallerthülle und fixirt ziemlich schnell. Leider bemerkte ich aber bei der späteren Untersuchung, dass das Relief der Oberfläche ganz undeutlich geworden war. An den Furchungsstadien liessen sich nach der Härtung die Furchen, an den Gastrulastadien der Urmund & Dotterpfropf kaum mehr erkennen, obwohl die Eier sonst ihre abgerundeten Formen gut erhalten hatten. Dieses mangelhafte Resultat ist möglicherweise einer zu langen Einwirkungszeit oder einem unzweckmässigen Concentrationsgrad zuzuschreiben.

Die stärkere Chromessigsäure (nach Recept von Herrn Prof. Froriep) fixirt schön die betreffenden Stadien; doch habe ich dieses Reagens verhältnissmässig wenig benützt, weil ich fürchtete, dass die Chromsäure die Färbbarkeit der Eier zu sehr beeinträchtigen würde.

In der Hoffnung, die Einwirkung der Chromsäure abzuschwächen und die Färbbarkeit der Eier zu erhalten, mischte ich versuchsweise die letzt angeführte Chromessigsäure mit concentrirter wässeriger Sublimatlösung, welche rascher als Chromsäure fixirt und an sich die Färbbarkeit nicht beeinträchtigt. Das Gemisch (gleiche Volumina der beiden Composanten) hat sich in der That gut bewährt;

die erwähnten empfindlichen Stadien haben in den meisten Fällen ihre Gestalt bewahrt, und ich habe das Gemisch später vielfach auch für jüngere Stadien mit Erfolg benützt. Die Fixirung erfolgt fast momentan und ist, wie mit Sublimat, bei sorgfältiger Behandlung prachtvoll. Das, Taf. I, Fig. 6, abgebildete Ei wurde in die Flüssigkeit eingeworfen, als die feine Streifung oder Fältelung („Faltenkranz", Goette) bei der ersten Theilung auftrat. Nach der Fixirung lag es etwa vier Monate im Alcohol und wurde erst dann, kurz vor dem Einbetten, gezeichnet. Wie aus der Zeichnung ersichtlich ist, waren die feinen Pigmentfältchen noch ganz deutlich. Das Gemisch erlaubt, wie die späteren Versuche zeigten, auch die Färbung mit Alauncarmin (für karyokinetische Figuren).

In allen Fällen wurden die Eier mitsammt der Gallertkapsel in die betreffende Flüssigkeit eingelegt. Die Versuche, die lebendigen Eier unversehrt aus der Kapsel herauszupräpariren hatte ich bald als zu zeitraubend und grösstentheils doch vergeblich aufgegeben.

Die nach gehärteten Eiern gewonnenen Zeichnungen sind alle mittelst des Embryographen hergestellt.

Als Färbungsmittel habe ich Grenachers Alauncarmin benützt und dasselbe einen bis zwei Tage im Wärmeschrank (Brütofen) einwirken lassen.

Als Einbettungsmasse wurde Paraffin verwendet. Nach mehrfach gewechseltem absolutem Alcohol kamen die Eier entweder in Chloroform oder Xylol. Nach mehrmaligem Wechsel dieser Flüssigkeiten wurde allmählich Paraffin zugesetzt und dann im einen Falle das Chloroform verdunstet, im anderen das Xylolparaffin durch rei-

nes Paraffin ersetzt. Für die Orientirung bzw. Einstellung im Paraffin habe ich eine sehr einfache Einrichtung benützt. Das Glasschälchen, in welchem sich das Object im Paraffin befand, wurde aus dem Paraffinofen auf den Deckel einer mit heissem Wasser gefüllten Schale gebracht. Unter Loupenbetrachtung wurde nun das Ei mittelst einer Borste in die gewünschte Lage gedreht. Dann wurde das Schälchen auf den Tisch heruntergestellt, wonach man noch rasch die beim letzten Transport etwa entstandenen Verschiebungen der Lage berichtigen konnte.

Die Schnittserien wurden mit einem kleinen Jung-Thoma'schen Mikrotom hergestellt.

B. Thatsächliche Befunde.

Wenn ich nun ungeachtet der von Goette ausgesprochenen Bemerkung (vgl. pag. 18), welche der Regelmässigkeit der äusseren Furchungsvorgänge wenig Gewicht zumisst, und welcher wohl im Allgemeinen die gegenwärtig herrschende Meinung über den Werth jener Furchungserscheinungen entspricht, dieselben, wie sie sich am Tritonei abspielen, noch einmal zu beschreiben beabsichtige, so geschieht das, weil ich glaube, aus jenen äusseren und, wie es scheinen mag, unwesentlichen Vorgängen über die Beschaffenheit und die Geschichte dieser Eier einige Schlüsse ziehen zu können, welche sich nicht

nur auf die Gruppe der Tritonen, sondern zum Theil auch auf übrige Amphibien verwenden lassen dürften.

Und da, abgesehen von vereinzelten Angaben, seit der kurzen und theilweise fehlerhaften Darstellung von Rusconi, Gasco der einzige ist, welcher die Furchung des Tritoneies eingehender beschrieben hat, während andererseits einige, wie ich glauben möchte, nicht unwesentliche Einzelheiten, bzw. Abweichungen, den Beobachtern entgangen zu sein scheinen, halte ich es für angemessen, die Beschreibung etwas ausführlicher zu machen, als vielleicht für mein hier vorliegendes Ziel direct nöthig wäre.

Ueber das Verhalten der beiden ersten Furchen kann ich mich kurz fassen, da sie im Allgemeinen ziemlich „nach dem Schema" verlaufen, und also wenig bemerkenswerthes zeigen.

1. Die erste Furche (Taf. I, Figg. 1—6) geht bei den pigmentirten Eiern (alpestris, taeniatus, helveticus) manchmal durch den hellen Fleck im Pigmentfelde (v. Baer's „Keimloch" oder „Keimpunkt", M. Schultze's „Fovea germinativa", v. Bambeke's „Tache embryonnaire"), meistens aber, wie *v. Bambeke* angiebt, an demselben vorbei, was auch schon *Prévost & Dumas*, später *M. Schultze* und *Goette* bei Anuren beobachteten. Die Furche schreitet verhältnissmässig langsam gegen den unteren Pol des Eies, was sich auch an gehärteten Eiern erkennen lässt, indem unter den für die erste Furche gehärteten nur sehr wenige dieselbe rings um das Ei herum ausgebildet besitzen, obwohl sie alle erst einige Zeit, zum Theil über eine Stunde, nach dem Auftreten der Furche, in die Fixirungsflüssigkeit eingelegt wurden. Bei den kleineren Tri-

tonarten scheint es etwas rascher zu gehen als bei cristatus, jedoch langsamer als z. B. bei Rana esculenta**).

Beim Auftreten der zweiten Furche ist die erste meistens schon rings um das Ei ausgebildet, oder wird es bald darauf.

Wenn das Ei eine längliche Gestalt besitzt [2]), stellt sich die erste Furche in die Richtung der kürzeren Achse ein. Unter meinen mit dem Embryographen nach lebendigen Eiern gemachten Zeichnungen finde ich 23 (17 Tr. helvet., 6 Tr. crist.), welche von ebensovielen Eiern Stadien repräsentiren, in denen entweder die Furchung noch nicht begonnen hatte (16 Fälle), oder auch mindestens zwei Fur-

---

**) Der ganze Furchungsvorgang beginnt am Froschei früher und spielt sich viel rascher ab, als am Tritonei. Infolgedessen finden sich auch unter meinen gehärteten Froscheiern nur wenige, wo die erste Furche nur einen unvollständigen Kreis bildet. Uebrigens ist die kürzere oder längere Zeit, welche für die einzelnen Phasen der Furchung erforderlich ist, nicht nur individuellen Schwankungen unterworfen, sondern vor Allem in hohem Maasse von der Temperatur abhängig, weshalb das eben gesagte natürlich nur relative Gültigkeit hat. Beispielsweise mag hier erwähnt werden, dass ich die erste Furche am Froschei etwa $2\,^1/_2$ St. nach der (künstlichen) Befruchtung, dann nach $^1/_2$ bis $^3/_4$ St. die zweite Furche u. s. w. auftreten sah, während bei ungefähr gleicher Temperatur das Tritonei erst etwa 6—7 St. nach der Ablage seine erste, und c:a 1—$^5/_4$ St. später die zweite Furche bekam.

[2]) *v. Baer* bemerkt (Müll. Arch. 1834, pag. 486) dass das Tritonei länglich ist; *Rusconi* sagt (Ibid. 1836, p. 215) dass es bald nach der Ablage eine sphärische Gestalt hat. *Gasco* scheint beide Formen gesehen zu haben. Die längliche Form habe ich zwar nicht constant, aber in der Mehrzahl der Fälle gefunden.

chen sichtbar waren (7 Fälle). Diejenigen Stadien, in welchen das Ei nur die erste Furche zeigte, habe ich bei dieser Betrachtung nicht verwendet, um die etwaige Einwendung auszuschliessen, dass gerade bei der Theilung durch Auseinanderweichen der beiden Eihälften die betreffende Achse nur vorübergehend verlängert wäre. Ebenso wenig sind die ohne Hülfe des Embryographen beobachteten Fälle berücksichtigt, weil das, subjectiven Täuschungen des Beobachters ausgesetzte, Freihandzeichnen natürlich keine hinsichtlich der Proportionen zuverlässigen Bilder liefern kann. In allen diesen 23 Fällen nun hatte das Ei eine mehr oder weniger längliche Gestalt, und trat die erste Furche in der Richtung der kürzeren Achse auf. In paar Fällen unter diesen war die Richtung etwas schräg im Verhältniss zu derjenigen der kürzeren Achse des ungefurchten Stadiums, andere Umstände liessen aber dabei vermuthen, dass sich das ganze Ei ein wenig gedreht hatte.

Zuweilen habe ich eine Wanderung *) der ersten Furche beobachtet. Einmal z. B. veränderte dieselbe während etwa $^5/_4$ St. ihre Lage um beinahe einen rechten Winkel. Dann blieb die Lage constant, und kurz darauf trat die zweite Furche auf. Da das Ei anfangs eine fast runde Gestalt und gleichmässige Oberfläche besass, war es nicht möglich festzustellen, ob sich das ganze Ei innerhalb der Gallerthülle drehte, oder ob es nur die Furche war, welche infolge Bewegungen der Dotter— bzw. Pro-

*) Auch von Roux am Froschei beobachtet (Ueb. die Zeit der Best. der Hauptricht &c S. 17).

toplasmasubstanz de Lageveränderung erlitt. Da es im Zimmer sehr ruhig war, darf es wohl als unwahrscheinlich bezeichnet werden, dass das Ei in toto rotirt wäre. In einem anderen Falle (Taf. I, Figg. 4—5) trat die Furche zuerst am einen Ende des Eies auf, etwa in der Richtung der längeren Achse, rückte dann allmählich auf die längere Seite des Eies über, bis sie sich nach etwa einer Stunde gegen die ursprüngliche Richtung ungefähr senkrecht, und in die Richtung der kürzeren Achse eingestellt hatte. Da das länglich gestaltete Ei während der ganzen Zeit in derselben Lage verblieb, machte der Vorgang den Eindruck von inneren Bewegungen. Ob in solchen Fällen die beiden Kerne ihre gegenseitige Lage allmählich verändern, habe ich natürlich nicht feststellen können, der Vergleich mit später zu beschreibenden Schnitten durch etwas ältere Stadien macht es aber wahrscheinlich.

An den pigmentirten Eiern zeigt sich bei der ersten, wie bei den folgenden Theilungen oft sehr schön die feine, von der Furche ausgehende Streifung oder Fältelung (Taf. I, Fig. 6), welche schon Prévost und Dumas abbildeten. Von der Oberfläche betrachtet sehen die Streifen aus wie feine von der betreffenden Furche ausgehende Pigmentstrahlen. An Schnitten, welche etwa senkrecht auf die Längsrichtung dieser Streifen geführt sind, finden sich keine besonderen Pigmentanhäufungen. Sie zeigen sich hier nur als Faltenbildungen (Taf. II, Figg. 19—20). Die stärkere Färbung bei oberflächlicher Betrachtung dürfte wohl darauf zurückzuführen sein, dass durch die Faltenbildung die Pigmentschichten der beiden Seiten jeder Falte an

einander gerückt oder gar über einander gelegt werden. (Vgl. Fig. 19).

2. Die zweite Furche (Taf. I, Figg. 7—14) bildet bei ihrem Entstehen in der Regel mit der ersten Furche einen rechten Winkel und verläuft wie diese langsam gegen den unteren Pol des Eies. Auch diese Furche passirt bei den pigmentirten Eiern gewöhnlich an dem hellen Fleck vorbei; in einzelnen Fällen jedoch theilt sie denselben, und zwar in Fällen, wo die erste Furche vorbeiging, und umgekehrt. Die beiden ersten Furchen verschieben sich gewöhnlich etwas in ihrer gegenseitigen Lage, so dass sie eine Strecke weit zusammenfliessen, anstatt einander in einem Punkte zu schneiden (Taf. I, Figg. 8—14). Wenn dies an beiden Polen stattfindet, stehen die Richtungen der beiden Verschmelzungslinien gewöhnlich senkrecht auf einander*) (Taf. I, Figg. 9—10, 11—12, 13—14). Diese Verschiebung ist doch nicht ganz constant, sondern die Furchen verbleiben manchmal in ihrer ursprünglichen Lage zu einander, noch nachdem das dritte Furchensystem aufgetreten ist (Taf. I, Figg. 15, 16, 20).

Schon in diesem Stadium trifft man eine Furchungshöhle von nicht unbeträchtlichem Umfange (Taf. II, Fig. 28). Sie erstreckt sich bis in die Nähe der beiden Pole des Eies, mit Ausläufern zwischen den vier Theilungsabschnitten.

3. Die dritte Furche (Taf. I, Figg. 15—35, Taf. II Figg. 1—4) bietet in ihrem Verhalten recht bedeutende Variationen dar. *v. Baer* giebt für die Eier des braunen

*) Auch am Froschei (R. escul.) habe ich dies beobachtet.

Frosches an, dieselbe zeige „sich immer zuerst an den beiden Hälften der ersten Meridianfurche, und etwas später an denen der zweiten. Diese Angabe habe ich für die Tritoneier nicht bestätigen können. In den Fällen, wo ich das erste Auftreten des dritten Furchensystems beobachtete, nahm es fast ausnahmslos seinen Ausgang von der zweiten Furche (Taf. I, Figg. 15—17, 22). Meine Notizen enthalten Angaben über 27 beobachtete Fälle. In 23 von diesen traten die Furchen dritter Ordnung zuerst an den beiden Hälften der zweiten Meridianfurche auf, in zwei Fällen schien dies gleichzeitig an allen 4 Radien stattzufinden, in zwei Fällen endlich ging die Furchung an einer oder zwei Stellen von der ersten Meridianfurche aus. In dem letzt erwähnten Falle verlief der Furchungsprocess überhaupt unregelmässig. Beim auftreten der dritten Furche war die zweite schon vollständig.

Von dem Ausgangspunkte nun erstreckte sich die Furche anfangs nach aussen, konnte aber in ihrem weiteren Verlaufe verschiedene Richtungen einschlagen. Während sie in einigen Fällen sogleich der ersten Meridianfurche zustrebte und sich, nach Erreichung derselben, wie eine typische Horizontalfurche (Aequatorialfurche) verhielt (Taf. I, Figg. 18—20), schien sie in anderen Fällen sozusagen unentschlossen, welche Richtung sie einschlagen sollte. Sie erstreckte sich dann weiter nach aussen und konnte die andere Meridianfurche ungefähr an der Grenze zwischen der oberen und der unteren Halbkugel, oder an der letzteren selbst erreichen (Taf. I, Fig. 21, Figg. 23—24, *y* Figg. 29—30 *x y*). Zuweilen erreichte sie dieselbe erst in der Nähe des unteren Eipoles (Figg. 29—30 *u*, Figg.

27—28 *x, y*) oder ging sogar durch den Pol selbst, also durch die untere Kreuzungsstelle der beiden primären Meridianfurchen (Figg. 27—28, *u, v*). In solchen Fällen verhielt sich also die dritte Furche etwa wie eine Meridianfurche, besonders, wenn sie auch an der oberen Halbkugel in der Nähe des animalen Poles ihren Ausgangspunkt nahm (Taf. I, Figg. 25—26, 27—28, Taf. II, Figg. 1—2). Das, Figg. 23—24, abgebildete Ei zeigt das dritte Furchensystem in vier verschiedenen Variationen. Während die Furche *x* sich als reine Horizontalfurche darstellt, nimmt *y* einen schrägen Verlauf, und trifft die andere primäre Meridianfurche etwas unterhalb des Aequators des Eies. Die Furche *u* erstreckt sich noch weiter nach unten, hat aber die betreffende Meridianfurche noch nicht ganz erreicht, die Furche *v* endlich strebt dem unteren Pole gerade zu, in dessen Nähe sie aufhört. In einzelnen Fällen trifft die dritte Furche überhaupt nicht beide die primären Furchen, sondern schneidet die eine Furche an der oberen und dieselbe Furche noch einmal an der unteren Halbkugel (Taf. I, Figg. 29—30 *v*).

Um die Stellung der Kerne, bzw. Kernspindeln bei diesen verschiedenen Verlaufsrichtungen der dritten Furche zu ermitteln, habe ich einige Eier, welche in dieser Hinsicht varürende Verhältnisse darboten, in Schnittserien zerlegt. Das (Taf. I, Figg. 23—24) wiedergegebene Ei wurde in der durch die punktirte Linie bezeichneten Richtung geschnitten. Die Wahl der Schnittrichtung wurde von dem Wunsch geleitet, die Mittelpunkte (Kerne) der beiden, durch die ungefähr meridional verlaufende dritte Furche *r* getrennten Theilungsabschnitte *e* und *f* in demselben Schnitt

zu treffen, was auch annähernd gelungen ist (Taf. II, Fig. 26). Die Figur, aus den Schnitten 91—93 combinirt, zeigt dass die beiden Kerne annähernd in derselben Horizontalebene liegen, während der Kern des Abschnittes *g*, welcher durch die horizontale dritte Furche *x* von *h* getrennt wird, annähernd vertical über dem Kerne des letzteren Abschnittes liegt, wie aus der Fig. 33 Taf. II zu ersehen ist. Die Kerne *b* und *c*, welche durch die weniger schräg verlaufende dritte Furche *y* von einander getrennt werden, nehmen eine schrägere Stellung zu einander ein, als die Kerne *g* und *h*, während die Kerne *a* und *d* noch schräger zu einander stehen, entprechend dem Verlauf der sie trennenden Furche *u* (Taf. II, Figg. 25, 30).

Auf ähnliche Weise wurden die, Taf I, Figg. 31—32, u. Fig. 35, abgebildeten Eier geschnitten. Leider hatte das erste wahrscheinlich zu lange Zeit in der Fixirungsflüssigkeit (Sublimat) gelegen, da es so spröde war dass es beim Schneiden zerfiel und nur eine sehr unvollständige Serie lieferte. Gerade von dem interessanteren Theil des Eies (den Segmenten *c, e, h* undq, mit den sie trennenden, meridional verlaufenden Furchen dritter Ordnung, *y, u*) erhielt ich gar keine verwendbaren Schnitte. Indessen zeigen die abgebildeten Schnitte (Taf. II, Figg. 22 u. 32) wie dem schrägen Verlauf der dritten Furchen *x* (Taf. I, Figg. 31 u, 35) eine ebenfalls schräge Richtung der Verbindungslinien der betreffenden Kerntheilungsprodukte entspricht, während in denjenigen Theilungsabschnitten, welche durch horizontal verlaufende Furchen dritter Ordnung (Taf. I, Fig. 35) von einander getrennt werden, diese Verbindungslinien annähernd vertical stehen (Taf. II, Fig. 31).

Während in den oben angeführten Fällen nur die gegenseitige Lage der schon auseinandergewichenen Theilungskerne als Criterium für die Stellung, welche die betreffende Kernspindel vorher eingenommen hatte, benützt werden konnte, giebt das, Taf. II, Fig. 4, abgebildete Ei eine Gelegenheit, die verschiedene Stellung der Kernspindel bei der dritten Theilung unmittelbar zu beobachten. Das Ei hatte nur die zwei ersten Theilungen durchgemacht; die dritte war erst eben eingeleitet, indem der Kerntheilungsprocess nur etwa zur Hälfte abgelaufen war (man sieht in den Schnitten die *Strasburger*'sche „Kernplatte“ [1]) Während nun in den Theilungsabschnitten *a*, *b* und *c* die Kernspindel eine annähernd verticale Stellung besitzt (Taf. II, Figg. 21 u. 24), liegt sie im Abschnitte *d* so schräg, dass sich ihre Stellung der horizontalen nähert (Fig. 23, Taf. II). Voraussichtlich hätte also an diesem Ei drei Furchen des dritten Systems einen horizontalen, die vierte aber einen sehr schrägen (beinahe meridionalen) Verlauf genommen.

Bezüglich der Ordnung der Theilung mag hervorgehoben werden, dass, wie die Abbildungen zeigen, bei der dritten Theilung, am Ei von Triton cristatus, die beiden betreffenden Kerne auseinandergewichen sind, die Furche, äusserlich sichtbar, vorhanden ist, während von der Theilung der Dottermasse im Inneren des Eies, zwischen den beiden Kernen, noch keine Spur zu sehen ist (Taf. II, Figg. 22, 25, 26, 30, 33; vgl. Taf. I, Figg. 23, 24). Selbst die

---

[1]) *E. Strasburger.* Ueber Zellbildung und Zelltheilung. 3:tte Auflage. Jena. 1880.

erste Theilung scheint hier im Inneren noch nicht ganz vollendent zu sein (Fig. 25, Taf. II).

Die Furchungshöhle hat in diesem Stadium wohl etwas an Umfang zugenommen (Taf. II, Figg. 30—33), aber im Verhältniss zu ihrer Wand noch keine solche Ausdehnung gewonnen, dass man im eigentlichen Sinne von einer Blastula reden könnte. Indessen lässt sich in vielen Fällen, wenn die dritte Furche horizontal verläuft, ein „Dach" der Furchungshöhle von der übrigen Wand unterscheiden. Das Dach wie die übrige Wand ist natürlich einschichtig.

4. Das vierte Furchensystem (Taf. II, Figg. 5—10) zeigt in seinem Auftreten ebensoviele oder noch mehr verschiedene Verhältnisse, als das dritte. In vielen Fällen ist es schwer, irgend eine Regelmässigkeit zu erkennen, in anderen zeigen sich die Richtungen der Furchen vierter Ordnung zu denjenigen des dritten Systems in ganz bestimmter Beziehung. An Eiern, wo die dritte Furche meridional verläuft (oder vielmehr, wo die dritte Theilungsebene vertical steht), schlägt das vierte System eine horizontale Richtung ein, und die Furchen dieses Systems liegen dann dem oberen Pole des Eies noch beträchtlich näher, als in gewöhnlichen Fällen, wo die betreffende horizontale Furche dritter Ordnung ist. Wo das dritte System etwa das Verhalten zeigt, wie in Fig. 21, Taf. I, verlaufen die Furchen vierter Ordnung oben gewöhnlich der zweiten Furche ungefähr parallel, so dass eine aus acht Zellen bestehende doppelte Reihe entsteht, deren Mitte die erste Furche bildet. Bei horizontal verlaufender dritter Furche schlägt die vierte öfters eine mehr oder weniger meridio-

nale Richtung ein. Nach der Vollendung des vierten Furchensystems ist es oft sehr schwer, oder gar unmöglich zu entscheiden, welche Furchen dem dritten, und welche dem vierten System angehören, da sie, vie erwähnt, in ihrer Richtung mit einander abwechseln. Solche Eier zeigen die Figg. 7—8, 9—10, Taf. II. Da diese Eier von *Trit. helveticus* stammen, bei welcher Art der meridionale Verlauf der dritten Furche, besonders in so ausgeprägtem Grade, verhältnissmässig seltener ist, als bei *Tr. cristatus*, liegt die Vermuthung nahe, dass die meridionalen Furchen zum vierten System gehören. Was das erste der beiden Eier (Figg. 7—8) betrifft, dürfte das wohl auch entschieden der Fall sein, weil hier die meridionalen Furchen noch nicht weiter vorgerückt sind. Bei dem anderen dagegen scheinen mir die Dimensionsverhältnisse für die Auffassung zu sprechen, dass die meridionalen Furchen dritter, die horizontalen vierter Ordnung sind, weil man sonst genöthigt wäre anzunehmen, dass die Furchen dritter Ordnung von der ersten Furche ausgegangen wären, oder dass wenigstens die erste Furche dem animalen Pole näher von der dritten getroffen würde, als die zweite, eine Annahme, welche in meinen sonstigen Beobachtungen kaum eine Stütze finden dürfte. Die Verhältnisse werden durch den Umstand complicirt, dass die Theilungsabschnitte, und mit ihnen auch die einzelnen Strecken der ursprünglich einheitlichen Furchen sich in ihrer gegenseitigen Lage vielfach verschieben (z. B. Taf. II, Fig. 5), was sich übrigens, wenn auch nicht so auffallend, schon in früheren Stadien kund giebt (vgl. Taf. I, Figg. 20, 23, 33 u. a.).

5. Das folgende Furchensystem (Taf. II, Figg. 11—12) zeigt, wie nach dem bis jetzt beschriebenen zu erwarten ist, noch mehr wechselnde Verhältnisse. Die Furchen können, je nach der Stellung und den Dimensionsverhältnissen der Theilungsabschnitte vierter Ordnung, sehr verschiedene Richtungen haben. In noch höherem Grade herrscht diese Variabilität bei den späteren Furchensystemen.

Der auffallende Grössenunterschied zwischen den Theilungsabschnitten der oberen und denjenigen der unteren Halbkugel, welcher sich schon frühzeitig, d. h. von der ersten horizontalen Theilung an, geltend macht, bleibt sehr lange, auch äusserlich sichtbar, bestehen, indem man die Contouren der Theilungsabschnitte der unteren Halbkugel mit der Loupe unterscheiden kann, noch lange zeit nachdem dies an der oberen Halbkugel unmöglich geworden ist. (Vgl. Taf. II, Fig. 11—18).

Die Furchungshöhle erweitert sich allmählich, aber es scheint ziemlich lange zu dauern, bis sich die Zellen der oberen Halbkugel zu einem mehrschichtigen „Dache" ordnen. Die Figg. 27 und 29, Taf. II, welche etwa Medianschnitte durch die in den Figg. 15—16, bzw. 13—14, abgebildeten Eier darstellen, zeigen wie das Dach der Furchungshöhle hier noch aus einer einzigen Zellschicht gebildet wird, obwohl der Theilungsprocess schon ziemlich weit vorgeschritten ist. In der That besitze ich keine Schnitte von Stadien, wo dieses Dach mehrschichtig ist. Indessen fehlt bei dem, Taf. II, Figg. 17—18, abgebildeten Eie nur sehr wenig daran, indem nur noch ein kleiner Theil am animalen Pole einschichtig ist (Fig.

34). Nach den Untersuchungen von *van Bambeke* und *O. Hertwig* unterliegt es ja auch keinem Zweifel, dass sich die Zellen der oberen Halbkugel, wie am Froschei, allmählich in mehrere Schichten ordnen. Diese späteren Stadien fallen indessen ausserhalb der Aufgabe dieses Aufsatzes.

Kurze Zusammenfassung.

Der ganze Theilungsprocess verläuft am Tritonei viel langsamer, als am Froschei. Die einzelnen Furchen brauchen längere Zeit um vollständig zu werden; *namentlich bleiben die inneren Partieen der unteren Halbkugel verhältnissmässig lange ungetheilt.*

Die erste Furche stellt sich in die Richtung der kürzeren Achse ein, wenn das Ei länglich gestaltet ist.

Die zwei ersten Furchen sind meridional, die Theilungsebenen vertical. Nach ihrer Vollendung bilden diese Furchen oft stark gebrochene Linien. [1])

---

[1]) Die Arbeit von Prof. *Gasco* war mir leider nicht bekannt, solange ich noch in Tübingen war, wo mir die reichhaltigere Bibliothek zum Benützen der Originalabhandlung vielleicht die Gelegenheit geboten hätte. Als ich hier auf die Abhandlung aufmerksam gemacht wurde, war es mir nicht mehr möglich, dieselbe zu bekommen, und ich musste mich deshalb mit dem im zool. Jahresbericht vorhandenen Referate begnügen. Aus diesem Referate habe ich indessen mit grosser Befriedigung constatirt, dass meine Beobachtungen über mehrere

Die *dritte* Furche, welche zwar in der Mehrzahl der Fälle horizontal liegt, bietet von diesem Verhalten *bis zum meridionalen Verlauf, die entsprechende Theilungsebene von der horizontalen bis zur verticalen Lage,* alle Abstufungen.

Die erste horizontale Furche liegt, besonders wenn sie zum vierten System gehört, dem animalen Pole oft sehr nahe.

Die späteren Furchen sind zahlreichen Variationen unterworfen.

Dass auch die inneren Partieen der unteren Halbkugel sich allmählich theilen, das Tritonei also thatsächlich einen totalen Theilungsprocess durchläuft, braucht nicht mehr besonders hervorgehoben zu werden.

Einzelheiten mit denjenigen von *Gasco* ganz übereinstimmen. In dieser Hinsicht möchte ich zunächst auf die Zeitbestimmungen für die einzelnen Furchen hinweisen, welche von *Gasco* allerdings etwas kategorisch angegeben werden (wenigstens im Referate), ferner auf die gegenseitige Stellung der am animalen und am vegetativen Pole befindlichen Brechungslinien der beiden ersten Furchen, vor Allem endlich auf die Stellung der ersten Furche an länglich gestalteten Eiern. Dieser letzte Punkt dürfte, mit der von *Roux* ausgesprochenen Behauptung zusammengestellt, dass die erste Theilungsebene durch die Copulationsebene des Eikerns und des Spermakerns bestimmt wird, ein besonderes Interesse gewinnen.

III.

Besprechung.

Bevor ich an die vorliegende Hauptfrage gelange, möchte ich noch einige nicht direct darauf bezügliche Einzelheiten des Furchungsprocesses berühren.

Die von *Prévost* und *Dumas*, bei der Beschreibung der ersten Furche, erwähnten Fältchen, unter denen ein Paar sich zur zweiten Furche ausbilden sollten, treten, wie oben gesagt, nicht nur bei der ersten, sondern auch bei den folgenden Furchen auf, und zwar einige Minuten nach dem Erscheinen der Furche, um dann wieder bald zu verschwinden. Die Entstehung dieser Fältchen wird von *Goette* nur als ein Ausdruck für die Einschnürung der Eimasse aufgefasst, „gleich wie etwa bei einem Stich in eine teigige Masse, oder bei Einschnürung derselben, Falten entstehen, die alsbald wieder verstreichen“ [1]). Die starke Färbung der Streifen wurde oben (pag. 32) besprochen. Dass

[1]) l. c. p. 58.

diese Fältchen mit der Entstehung der zweiten, oder irgend einer anderen Furche gar nichts zu thun haben, wird, mit Rücksicht auf die Bedeutung der Furchen, selbstverständlich sein. Am Tritonei fällt das Irrthümliche einer derartigen Behauptung auch sofort in's Auge, weil hier die Fältchen schon längst verschwunden sind, wenn die folgende Furche auftritt, wogegen am Froschei, bei warmer Witterung, die Furchen so rasch auf einander folgen, dass der Irrthum von *Prévost* und *Dumas* hier verständlicher wird.

Was die beiden von *Rusconi* angeführten Eigenthümlichkeiten des „Salamandereies" betrifft, wird es wohl, wie ich glaube, ohne Weiteres klar sein, dass sie heutzutage nur ein geschichtliches Interesse bieten. Die Bildung der „fünfblätterigen Blumenkrone", welcher *Rusconi* selbst wohl kaum eine grössere Bedeutung zugemessen hat, die aber constant auftreten sollte, beruht offenbar auf eine zufällige Gruppirung der Theilstücke des Eies. Diese Gruppirung habe ich selbst mehrmals gesehen; auch *Gasco* erwähnt dieselbe. Die von *Rusconi* erwähnte Oeffnung wiederum, welche am oberen Pole auftreten und mit der Furchungshöhle communiciren sollte, scheint auf einem Irrthum beruht zu haben, oder ein Kunstprodukt gewesen zu sein.

Ein fernerer Umstand, der in diesem Zusammenhang besprochen werden mag, ist *v. Baer's* Angabe, dass die dritte Furche immer zuerst an den beiden Hälften der ersten, und etwas später an denen der zweiten Meridianfurche erscheint. Wenn man von dem Baer'schen Gesetz der Theilungen ausgeht, und dasselbe vom Anfang des Theilungsprocesses an gelten lässt, so wird die erste Fur-

che senkrecht zur Längsachse des Eies stehen, wenn dieses länglich gestaltet ist. Nach dem auftreten der zweiten Furche sehen wir die Oberfläche in vier gleiche Gebiete getheilt. In jedem Theilungsabschnitte hat der Kern eine etwa centrale Lage (natürlich dem oberen Pole näher, als dem unteren). Bei der nächsten Theilung wird, wie Goette es ausgeführt hat, die Furche zuerst an derjeningen Stelle der Oberfläche erscheinen, welche dem Kerne am nächsten liegt. Da nun, vorausgesetzt, dass das Ei länglich ist, die jetzt sich theilende Zelle ebenfalls eine längliche Gestalt besizt, wird die neue Furche zuerst an der zweiten Furche erscheinen. Denn diejenige Seite der betreffenden Zelle, welche von der Hälfte der ersten Meridianfurche gebildet wird, ist kürzer, als die von der Hälfte der zweiten gebildete. Also ist auch die Entfernung des Kernes von der zweiten kleiner, als diejenige von der ersten Meridianfurche. Dies scheint mir nur eine einfache Consequenz des Baer'schen Gesetzes zu sein, welche auch mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. An ganz runden Eiern, wie z. B. die meisten Froscheier zu sein scheinen, mag es anders sein, da hier die Hälften der beiden Meridianfurchen gleich lang sind. Aber es kommt dann doch merkwürdig vor, dass gerade die eine oder die andere Furche in dieser Hinsicht constant bevorzugt wäre. In der That habe ich auch in einigen Fällen an Froscheiern, die sich allerdings in Zwangslage befanden, und wo die dritte Furche nicht rein horizontal verlief, gesehen, dass sie sich zuerst an der zweiten Furche zeigte. In anderen Fällen konnte ich nicht entscheiden an welcher.

Von grösserem Interesse jedoch, als jene Einzelheiten, dürften die Abweichungen sein, welche ich in einigen Fällen im Verlauf der Furchensysteme dritter und vierter Ordnung beobachtete, indem die dritte Theilungsebene zuweilen vertical stand, und erst die vierte horizontal lag. Nun könnte man sich zwar vorstellen, dass dies nur ein zufälliger Anachronismus zweier Furchensysteme wäre, deren ganz specielle Bedeutung für die Vertheilung der Substanz des Eies im künftigen Embryo dadurch nicht alterirt würde [1]). Aber wenn man auch eine solche Auffassung der Erscheinung hat, muss letztere sich wohl auf irgend welche in der sich theilenden Zelle befindliche Ursachen zurückführen lassen. Eine etwas genauere Prüfung der thatsächlichen Befunde wird übrigens bald zeigen, dass diese Auffassung nicht hinreicht, um dieselben zu erklären. Denn man findet die beiden extremen Lagen der betreffenden Furchen, bzw. Theilungsebenen durch alle Uebergangsstufen vermittelt.

Da nun die Theilung des Kernes derjenigen des Zellenleibes vorangeht, und die Lage der Theilungsebene, bzw. der Verlauf der Furche, von der Stellung der Kernspindel abhängt, müssen wir also zunächst nach den Ursachen forschen, welche die verschiedene Stellung der Kernspindel bei der dritten Theilung bedingen. Diese Ursachen werden offenbar nur in der Beschaffenheit oder Vertheilung der protoplasmatischen Grundsubstanz liegen.

---

[1]) Vgl. *W. Roux,* ll. cc. ferner: Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Arch f. path. Anat. B. 114.
A. Rauber. Ueber die Bedeutung der ersten Furchung des Eies Zoolog. Jahresb. 1884, pag. 113.

Um diese Verhältnisse erörtern zu können wird es zweckmässig sein, zunächst einen kurzen Vergleich zwischen einem holoblastischen und einem meroblastischen Ei anzustellen. In einem Ei, welches eine totale (und aequale) Furchung durchläuft, wie z. B. das Ei von Amphioxus [1]) oder von einem Seeigel, nimmt der Kern eine centrale Stellung ein. Zwei verticale Ebenen sind schon ausreichend, um die Dimensionsverhältnisse der protoplasmatischen Grundsubstanz in den von der nächsten Theilung betroffenen Theilungsabschnitten derart zu gestalten dass nun die Kernspindel sich vertical einstellen kann, und die folgende Theilungsebene horizontal liegt. In einem meroblastischen Ei hat durch massenhafte Ablagerung von Nahrungsmaterial ein grosser Theil der Masse des Eies seine Activität eingebüsst; infolge des höheren specifischen Gewichtes jenes Nahrungsmaterials sinkt dieser Theil des Eies nach unten, und das active Protoplasma [1]) liegt gewissermaassen wie eine Scheibe auf dem Nahrungsdotter ausgebreitet [2]). In diesem activen Protoplasma liegt der Kern, also dem oberen Pole sehr genähert. Zwei verticale Theilungen sind hier nicht genügend, um bei

---

[1]) Von der späteren Ungleichheit der Theilungsabschnitte am animalen und am vegetativen Pole kann hier abgesehen werden. Vgl. *Hatschek.* Studien über die Entw. des Amphioxus; Arb. aus d. zool. Instit. der Univ. Wien. 1882.

[1]) Vgl. *F. M. Balfour.* Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen von B. Vetter. Jena 1880, pag. 90.

[2]) Dies bezieht sich zunächst auf die meroblastischen Eier der Wirbelthiere, als Beispiel für welche das Ei des Hühnchens dienen mag.

der nächsten Theilung eine verticale Stellung der Kernspindel zu ermöglichen. Es sind hierzu vielmehr drei oder noch mehr verticale Theilungen nöthig.

Von diesem Gesichtspunkte aus hat man, wie ich glaube, die Verhältnisse am Tritonei zu beurtheilen. Der Kern liegt auch hier dem oberen Pole genähert, und die verschiedenen Stellungen der dritten Theilungsebene dürften nur von der mehr oder weniger reichlichen Ablagerung von Nahrungsstoffen abhängig sein. Wo solche reichlich vorhanden sind, bleibt die Activität auf eine relativ dünne Scheibe beschränkt, und da sind mehrere verticale Theilungen nöthig, bevor die erste horizontale möglich ist. Verläuft die dritte Furche, wie an den Eiern der kleineren Tritonarten gewöhnlich, horizontal, so dürfte das als ein Zeichen aufzufassen sein, dass hier weniger Nahrungsmaterial abgelagert ist, als in jenen Fällen. Aber auch dann zeigt die geringe Entfernung der horizontalen Furche vom oberen Pole, dass beträchtliche Mengen von Nahrungsstoffen dennoch vorhanden sind. Man darf aber nicht übersehen, dass im Tritonei die Activität des unteren Theiles nicht ganz aufgehoben, sondern nur schwächer ist, als die des oberen Theiles, und als die entsprechende Activität im Froschei. Bei der jetzt ausgelegten Auffassung werden auch die beobachteten Zwischenstufen ganz verständlich.

In der That, wenn man ein Tritonei, an welchem die dritte Furche etwa meridional verläuft (Taf. I, Figg. 25—26, 27—28, u. Fig. 17), mit einem im dritten Theilungsstadium befindlichen Hühnchenei vergleicht *), wird

*) *Coste.* Histoire générale et particulière du développement des corps organisés. Paris 1853—1859. Pl. II. Figg. 8—9.

einem die auffallande Aehnlichkeit des äusseren Habitus beider Eier sofort in's Auge fallen, nur dass die beiden ersten Furchen an jenem weiter vorgerückt sind, als an diesem.

Aus den hier oben erörterten Gründen glaube ich also, *einige Furchungserscheinungen des Tritoneies als Andeutungen eines meroblastischen Furchungsmodus auffassen zu dürfen.* Es sind das:

1:o *Das langsame Vorwachsen der meridionalen Furchen* gegen den unteren Pol des Eies, und namentlich der Umstand, dass *die inneren Partieen der unteren Eihälfte sich sehr langsam theilen.*

2:o *Der zuweilen vorkommende meridionale Verlauf der dritten Furche.*

3:o *Die geringe Entfernung der ersten horizontalen Furche vom oberen Pol.*

4:o Endlich erinnert die schon erwähnte *Stellung des Embryo zum unteren Theil des Eies,* welche ebenfalls auf die reichliche Masse von Nahrungsmaterial zurückzuführen sein dürfte, an das Verhalten meroblastischer Eier.

Alle diese Umstände zeigen an, dass *das Tritonei nicht weit von der Grenze zwischen totaler und partieller Furchung steht.*

Schwerer ist es, die Frage zu beantworten, ob es sich dieser Grenze nähert, oder sich von derselben entfernt. Um diese Frage beurtheilen zu können, wird es nöthig sein, das Verhalten der Eier der verwandten Wirbelthiere mit in Erwägung zu nehmen.

In erster Linie würde es denn gelten, die Eier der übrigen Amphibien bezüglich dieser Frage zu prüfen.

Beim *Axolotl* scheint die Furchung mit derjenigen des Tritoneies in hohem Grade übereinzustimmen [1])

Die Furchung des Eies des europäischen *Erdsalamanders* wurde von *Rusconi* beobachtet [2]). Indessen hat er sich über dieselbe nicht weiter ausgelassen. sondern nur einige Abbildungen gegeben, und im Uebrigen auf die Beschreibung der Furchung des Froscheies hingewiesen. Die Abbildungen betreffen nur die zwei ersten Furchen und geben den Eindruck, als ob die Furchung partiell wäre. In der That könnte man, wenn man das Salamanderei sieht [3]), kaum glauben, dass es einer totalen Theilung unterliegt. Indessen hat *Benecke* [4]) gezeigt, dass auch die Furchung des Salamandereies eine totale ist. *Benecke* beschreibt die Furchung auf folgende Weise (S. 15): „Die erste Furche ist anfangs nur sehr kurz, ebenso die zweite, sie bilden ein kleines Kreuz auf dem activen Pole. Eine Aequatorialfurche bildet sich nicht, und erst nachdem die weisse Calotte des activen Poles nach Art eines meroblastischen Eies in c:a 30 Segmente zerfallen ist hat sich die erste Furche bis zum Gegenpol verlängert, wo sie etwas später von der zweiten Furche geschnitten

---

[1]) *Ch. van Bambeke.* Nouv. rech, sur l'embr. des Batr. Archives de Biologie 1880.

[2]) *M. Rusconi.* Histoire naturelle, Développement et Métamorphose de la Salamandre terrestre. Pavie MDCCCLIV.

[3]) Das reife Ovarialei misst im Durchmesser über 4 mm.

[4]) *B. Benecke.* Ueber die Entwickelung des Erdsalamanders (Salam. maculosa, Laur.) Zool. Anz. 1880 pag. 13.

wird. Im weiteren Verlauf der Furchung bleiben die Segmente des Gegenpols lange Zeit viel grösser als die des activen Pols“ Wie man aus dieser Beschreibung sieht, zeigt das Ei von *Salamandra maculosa* noch bedeutend grössere Aehnlichkeit mit den meroblastischen Eiern, als das Tritonei. Dem entsprechend liegt der Embryo mit ausgesprochener ventraler Krümmung einem grossen „Dottersack“ an.

Was die *Gymnophionen* betrifft, ist durch die Gebr. *P.* und *F. Sarasin* die Furchung des Ichtyopsis glutinosus bekannt geworden [1]). Es heisst hierüber: „Die Furchung ist partiell und auf die Keimscheibe beschränkt, erinnert dadurch an die der Sauropsideneier“ [2]).

Die Eier der *Anuren* scheinen, soweit sie bis jetzt untersucht worden sind, wiel reiner holoblastisch zu sein als die der Urodelen. Doch ist auch hier die Furchung ausgeprägt inaequal, indem die erste horizontale Furche dem oberen Pole genähert verläuft, nur macht sich dieser Umstand nicht in so hohem Grade geltend, wie am Ei der Tritonen. Aber auch bei Anuren bestehen, obwohl seltener, Ausnahmen, wo die dritte Furche Neigung zeigt, eine verticale Richtung einzuschlagen. Ich habe von *Rana esculenta* einige wenige solche Fälle beobachtet. Nach der Darstellung von *C. Vogt* würde dass Ei der Geburtshelferkröte einen partiellen Theilungsprocess durch-

---

[1]) *P.* u. *F. Sarasin.* Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. B. II. Hft. 1.

[2]) Referat im zoolog. Jahresbericht 1887 pag. 61.

laufen.[1]) Die erste Furche soll nur etwa zwei Drittel der Dotterkugel umfassen. Die folgenden Furchungen bleiben auf die obere Halbkugel beschränkt, und die Furchen dringen nur wenig in den Dotter hinein. Diese Angaben sind indessen nicht bestätigt worden. Im Gegentheil beschreibt *Gasser* die Furchung von Alytes als total und im Wesentlichen mit der von der Unke übereinstimmend.[2])

Die Eier der *Ganoiden* machen zwar einen totalen Theilungsprocess durch, derselbe steht aber eben an der Grenze zur partiellen Furchungsart. Ueber die Furchung des *Sterlet*-eies erzählt *Salensky*[3]): „Nachdem der erste Furchungskern gebildet ist, fängt die Theilung des Eies an, welche in den ersten Entwickelungsstadien nur auf dem oberen Theile des Eies (mit dem Keime) sich begrenzt, und später auf den unteren Theil des Eies übergeht. Die beiden (ersten) Segmente bleiben in ihren unteren Theilen verbunden. Die ersten Furchen trennen die Furchungskugeln nicht vollkommen von einander ab. Die unvollständige Abtrennung der ersten Segmente bietet eine Aehnlickeit mit der Furchung der Knochenfische und Plagiostomen dar, und diese Aehnlichkeit ist um so inte-

---

[1]) *C. Vogt.* Untersuchungen über die Entw. gesch. der Geburtshelferkröte. 1842.

[2]) *E. Gasser.* Zur Entw. des Alytes obstetricans. Marb. Sitzungsber. 1882.

[3]) *W. Salensky.* Zur Embryologie der Ganoiden, Zoolog. Anz 1878, pag. 243.

ressanter, als die Eier der Ganoiden (wenigstens die der Accipenseriden) eine totale Furchung durchlaufen, während die Plagiostomen und die Knochenfische eine partielle Furchung erleiden. Die Furchung der Sterleteier zeichnet sich durch einige nicht unwesentliche Merkmale von der totalen Furchung verwandter Thiere (z. B. Cyclostomen u. Amphibien) aus, und stellt eine interessante Uebergangsform zwischen der totalen und partiellen Furchung dar."

Aehnlich wird von *Balfour* und *Parker* die Furchung des Eies von Lepidostens geschildert*): „The segmentation is complete, though very unequal; the lower pole being very slightly divided into segments, and its constituent parts subsequently fusing together to form an unsegmented mass of yolk, like the yolk-mass of Teleostei."

Die Selachier und die Teleostier haben bekanntlich meroblastische Eier.

Innerhalb der Gruppe der *Amphibien* tritt die Aehnlichkeit des Furchungsprocesses mit dem der meroblastischen Eier am wenigsten bei den *Anuren* hervor, in höherem Grade bei den *Urodelen,* wo sie zuweilen (Salamandra) sehr ausgeprägt ist, während endlich das Ei der *Gymnophionen,* wenigstens das von Ichtyopsis glutinosus, *meroblastisch* ist. Da nun die Urodelen, wie auch die Gymnophionen, in den meisten Beziehungen primitivere

---

*) *F. M. Balfour* and *W. N. Parker.* On the Structure and Development of Lepidostens. Proceedings of the royal Society. 1881.

Einrichtungen zeigen, als die Anuren, welche ja auch während ihrer Ontogenie urodelenähnliche Stadien durchlaufen, könnte man a priori zu der Annahme geneigt sein, dass auch bezüglich der Eifurchung die ursprünglicheren Verhältnisse bei den Urodelen zu suchen wären. Eine kräftige Stütze gewinnt diese Annahme durch den Vergleich mit dem Verhalten der Eier der Ganoiden und der Selachier, welche successiv primitivere Gruppen vorstellen. Während die Eier der Selachier meroblastisch sind, haben die Ganoiden zwar holoblastische Eier; diese zeigen aber noch ausgeprägter, als diejenigen der Urodelen, Verwandtschaft mit den meroblastischen.

Im Gegensatze zu der bei der ersten Betrachtung sich leicht aufdrängenden Vorstellung, dass die Amphibieneier primär holoblastisch wären, und durch Ablagerung von Nahrungsstoffen in ihrem Inneren vorläufig nur eine inaequale Furchungsart erreicht hätten, scheint mir also infolge der eben besprochenen Umstände vielmehr die Annahme berechtigt zu sein, *dass die gegenwärtig holoblastischen Amphibieneier sich aus meroblastischen Formen entwickelt haben.* Von diesem Gesichtspunkte aus wären die meroblastischen Eier der Gymnophionen und vielleicht einiger anderen Amphibien als Ueberbleibse[1] aus jenem früheren Zustande aufzufassen.

Da die Eier der Sauropsiden meroblastisch sind, und die Säugethiereier ihre totale Furchungsart erst sekundär

erreicht haben können*), würde also den Eiern sämmtlicher Wirbelthiere, von den Selachiern an aufwärts, ein partieller Furchungsmodus zu Grunde liegen.

---

*) Die Eier der *Monotremen* sind nach *W. H. Caldwell* meroblastisch („The Embryology of Monotremata and Marsupialia, Part I. Philosophical Transactions of the Royal Society in London 1887).

Vgl. übrigens *Hertwig's* Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. Jena, 1888, pag. 77.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. I.

Sämmtliche Eier sind bei zehnfacher Vergrösserung gezeichnet. Die erste Furche liegt in allen Figuren, soweit sie bestimmbar war, horizontal (α—β), die zweite vertical (γ—δ). Die punktirten Linien bezeichnen die Schnittrichtungen.

Fig.	1.	*Tr.*	*crist.*	Von oben. Erste Furche vollständig.
„	2.	„	*taen.*	Wie das vorige.
„	3.	„	*helv.*	Wie das vorige. „Fovea germinativa“ getheilt.
„	4—5.	„	*crist.*	Wanderung der (ersten) Furche. 4 ursprüngliche, 5 definitive Stellung derselben.
„	6.	„	*helv.*	Von oben. Die F. unvollständig. „Faltenkranz.“
„	7.	„	*crist.*	Von oben. Zweite F. unvollständig.
„	8.			Wie das vorige. Die Ff. schon gebrochen.

Fig. 9—10.	*Tr.*	*alp.*	9 von oben, 10 von unten. Die Brechungslinien der beiden Furchen stehen rechtwinklig auf einander.
„ 11—12.	„	*helv.*	Wie 9—10.
„ 13—14.	„	„	„ „
„ 15.	„	*alp.*	Von oben. Entstehung der dritten Furche. (Nach leb. Eie).
„ 16 u. 17.	„	*crist.*	Wie das vorige. (Nach gehärteten Eiern).
„ 18.	„	„	Von oben. Horizontaler Verlauf der dritten Furche.
„ 19.	„	*alp.*	Wie das vorige.
„ 20.	„	*taen.*	„ „ „
„ 21.	„	*crist.*	Von oben. Schräger Verlauf der dritten Furche.
„ 22.	„	„	Von oben. (Sowohl nach lebend. wie nach gehärt. Eie).
„ 23.	„	„	Von oben.
„ 24.	„	„	Dasselbe Ei, wie 23, schräg von unten gesehen.
„ 25—26.	„	„	Meridionaler Verlauf der dritten Furche. 25 von oben, 26 von unten.
„ 27—28.	„	„	27 von oben, 28 von unten.
„ 29—30.	„	„	Wie 27—28.
„ 31—32.	„	„	„ „
„ 33—34.	„	*alp.*	Variirender Verlauf der dritten Furche. 33 von oben, 34 schräg von unten.
„ 35.	„	*helv.*	Von oben. Wie das vorige.

Taf. II.

Die abgebildeten Schnitte sind etwa $^1/_{70}$ mm. dick, mit Ausnahme der N:ri 27, 28 u. 34, die etwa $^1/_{100}$ mm. dick sind. Die Vergrösserung beträgt für Figg. 1—18 $^{10}/_1$, für Figg. 19—20 etwa $^{40}/_1$, für Figg. 21—33 etwa $^{32}/_1$, Für Fig. 34 $^{47}/_1$. Die Buchstaben in den Schnitten beziehen sich auf die Oberflächenbilder.

Fig.	1—3.	*Tr. helv.*	Dritte Furche (kurz nach dem Entstehen). 1 von oben, 2 von unten, 3 von der Seite.
„	4.	„ „	Zwei Furchen. Die dritte Kerntheilung begonnen. Die punkt. Linie bezeichnet die Schnittrichtung.
„	5—6.	„ *crist.*	Viertes Furchensystem. 5 von oben, 6 von unten.
„	7—8.	„ *helv.*	Wie 5—6.
„	9—10.	„ „	„ „
„	11—12.	„ *crist.*	Fünftes Furchensyst. 11 von oben, 12 von unten.
„	13—14.	„ „	13 von oben, 14 von unten.
„	15—16.	„ *helv.*	Wie 13—14.
„	17—18.	„ „	„ „
„	19—20.	„ „	= Taf. I. Fig. 6. Schnittrichtung parallel der Furchungsebene.
„	21.	„ „	= Fig. 4. Schnitt N:r 45. Kern des Abschnittes *c*.
„	22.	„ *crist.*	= Taf. I. Fig. 31. Combination der Schn. 19—22.
„	23—24.	„ *helv.*	= Fig. 4. Schn. N:r 67 u. 23.

Fig. 25. *Tr. crist.* = Taf I, Fig. 23. Comb. der Schn. 36—47. Schn. 39 ganzcontourirt (mit dem oberen Kerne), 47 punktirt (mit d. unteren Kerne).

„ 26. „ „ Dasselbe Ei. Combin. der. Schn. 91—93.

„ 27. „ *helv.* = Fig. 15. Etwa Medianschnitt.

„ 28. „ „ Das Ei hatte zwei Furchen. Die dritte Kerntheilung ist schon erfolgt. Horizontalschnitt. Schn. N:r 19 (von oben).

„ 29. „ *crist.* = Fig. 13.

„ 30. „ „ = Taf. I, Fig. 23. Combin. der Schn 48—64. Schn. 51 feinpunktirt, 56 ganzcontourirt, 64 grobpunktirt. Oberer Kern in den Schn. 48—51, unterer in den Schn. 63—64.

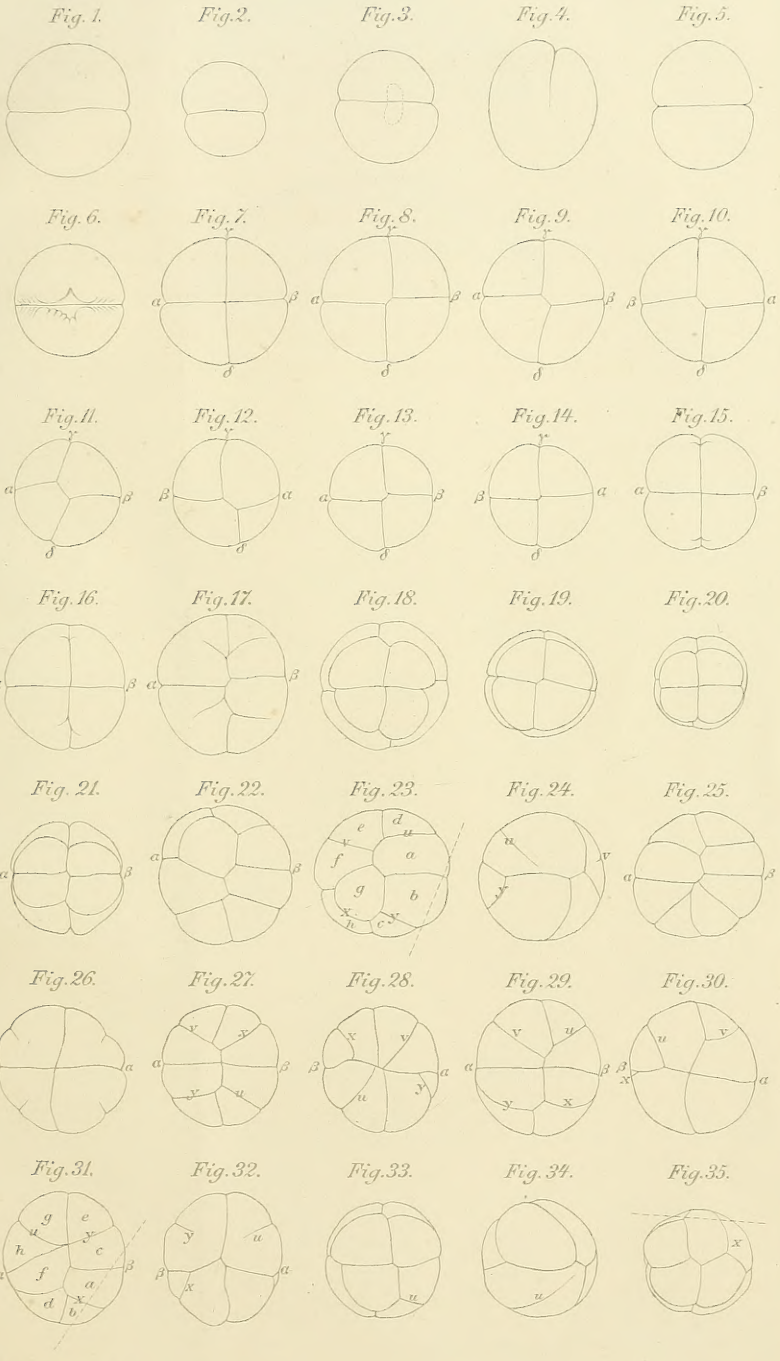
„ 31. „ *helv.* = Taf. I. Fig. 35. Comb. der Schn 54—56 (Das Schneiden wurde von der der punktirten Linie entgegengesetzten Seite angefangen).

„ 32. „ „ Dasselbe Ei. Comb. der Schn. 61—72. Letzterer Schn. punktirt mit dem unteren Kern (rechts); Schn. 61 mit dem oberen Kern ganzcontourirt. Zwischen den beiden schon von Neuem getheilten Kernen liegt die Furche *x* (Taf. I. Fig. 35).

Fig. 33. *Tr. crist.* = Taf. I, Fig. 23. Comb. der Schn 70—76. Schn. 70 ganzcontourirt (mit oberem Kern), Schn. 76 punktirt (mit unterem Kern). Die Furchungshöhle undeutlich begrenzt.

„ 34. „ *helv.* = Fig. 17. Etwa Medianschnitt. (Am unteren Pole ein kleiner Riss)

Mit Ausnahme der Fig. 28, sind die Schnitte Verticalschnitte, die Eier in der natürlichen Lage gedacht.



Hj. Grönroos del.

F. Liewendals Lith. Anstalt, Helsingfors.

Hj. Grönroos del.

ERNST MAYR LIBRARY
3 2044 114 206 576